## RECHERCHES PRÉLIMINAIRES SUR LES GROUPEMENTS NATURELS CHES LES CRUSTACÉS. DÉCAPODES BRACHYOURES

I. Les affinités des genres
 Aethra, Osachila, Hepatus,
 Hepatella et Actaeomorpha
 (suite et fin). <sup>1</sup>

Par Danièle GUINOT

Étude morphologique comparative des genres Aethra, Osachila, Hepatus, Hepatella, et Actaeomorpha.

En examinant leurs diverses caractéristiques morphologiques nous allons tenter de montrer la parenté des genres étudiés qui, selon nous, se groupent dans la même unité taxonomique (Aethrinae ou Hepatinae).

- 1) Céphalothorax. La forme du céphalothorax peut être typiquement parthénopienne : chez les Aethra (fig. 1, 25), la carapace très élargie forme un bouclier recouvrant la totalité des appendices. Chez les Osachila les plus primitives, O. japonica (fig. 16), O. imperialis et O. stimpsoni (fig. 2, 26), et aussi chez O. sona, la carapace, semi-elliptique et encore prolongée au-dessus de la base des pattes ambulatoires par des expansions latérales mais plus faibles, offre aussi quoique à un degré moindre un aspect clypéiforme (par exemple O. japonica ressemble beaucoup à Aethra scruposa). Chez les Hepatus (fig. 18), la carapace est subovale transversalement avec des bords fortement et régulièrement arqués en avant. La forme devient octogonale chez plusieurs Osachila américaines et chez les Hepatella, dont la carapace offre des bords latéraux encore incurvés. La carapace est octogonale chez les espèces où le bord antérolatéral est nettement bipartite : par exemple chez Actaeomorpha erosa (fig. 20), Osachila galapagensis. Dans ces dernières, la région frontale s'avance en un rostre saillant.
- 2) Lobulation de la face dorsale. Schématiquement, la lobulation de la face dorsale se dessine ainsi: 1) un motif gastrique trilobé; 2) deux bosses branchiales plus ou moins bipartites; 3) un massif cardiaque. Soit au total huit régions, dont certaines peuvent être obsolètes.
  - 1. Voir Bull. Mus. Hist. nat., 2e sér., 38, no 5, 1966, pp. 744-762, fig. 1-24.

Le massif gastrique est généralement tripartite, avec deux fortes bosses latérales plus ou moins confluentes et s'avancant (Aethra, Osachila japonica, O, stimpsoni) ou non (O. tuberosa 1, Actaeomorpha, par exemple) jusqu'au front. Cc massif peut être notablement dilaté et proéminent à l'arrière (Aethra scruposa, Osachila stimpsoni, O. japonica) et, dans cc cas, l'aire gastrique impaire est peu indiquée. Le massif cardiaque, peu proéminent (Aethra, Osachila stimpsoni et les Osachila japonaises) ou bien marqué (Osachila américaines, Actaeomorpha), est relié à la région gastrique par un ensellement intermédiaire sans doute encore urogastrique (cf. Monod, 1956, p. 625) qui est flanqué de deux profondes fossettes. Il peut apparaître trilobé à l'arrière comme chez A. scutata; chez d'autres, il est seulement garni à la base de deux petites bosselures (par ex. chez Osachila tuberosa). Les deux massifs branchiaux sont séparés de la région gastrique par un col étroit et peu élevé; plus ou moins allongés, ils peuvent rejoindre le bord postéro-latéral (Osachila). Entre les massifs branchiaux latéraux et la région cardiaque, il y a soit une zone assez plate, large, indivise (Osachila stimpsoni, Actaeomorpha), soit une aire plus ou moins renflée qui représente le lobule branchial interne.

Chez les Hepatus (fig. 18), à carapace régulièrement voûtée, la face dorsale ne se soulève pas en proéminences saillantes ni ne se creuse de sillons. Cependant, malgré cette absence de lobulation, la disposition demeure la même : en effet on peut homologuer aux huit régions bien définies chez Aethra (fig. 1) et chez Osachila (fig. 2, 3, 16) les huit amas ou lignes de tubercules qui ornent la carapace des Hepatus. Chez les Hepatella (genre non examiné), le relief de la carapace nous paraît être une combinaison d'Hepatus, d'Aethra scutata et d'Osachila.

3) Ornementation du test. — La structure du test des genres étudiés ici est très caractéristique.

Le test est entièrement tuberculé et ponctué chez Osachila stimpsoni, O. antillensis, etc. Chez les Aethra, les tubercules et les ponctuations garnissent surtout les reliefs; de même, chez certaines Osachila (comme O. tuberosa), où les ponctuations s'étendent jusque dans les creux. Chez les Hepatus, le test est lisse (à l'exclusion des huit zones granuleuses) ou très finement ponctué. Chez Actaeomorpha, la face dorsale est érodée et rugueuse, avec des tubercules en forme de champignon plus ou moins fusionnés sur les bosselures et avec des fossettes reliées entre elles par un réseau irrégulier de granules.

- 4) Bord latéral. Chez les Aethra (fig. 1) et chez Osachila imperialis tout le bord de la carapace (sauf la partie située en arrière de la région cardiaque) est entaillé par de profondes fissures qui délimitent 7-8 lobes dont l'antérieur est le plus long. Chez O. stimpsoni (fig. 2) les sutures n'apparaissent que dans la portion antérieure du bord; chez O. tuberosa (fig. 3), celles-ci sont obsolètes. Chez les Hepatus (fig. 18), le bord antérolatéral est découpé par des sutures courtes et nombreuses.
- 1. Le spécimen du Leyden Mus. déterminé comme Osachila tuberosa et figuré par nous sous ce nom dans la présente note semble plutôt correspondre à l'O. semilevis, tel qu'il est figuré par Williams (1965, fig. 142). Nous reverrons ultérieurement la question des Osachila est-américaines.

Typiquement, l'armature du bord se présente de la façon suivante : il y a un certain nombre de dents principales triangulaires et fortement earénées, chacune étant flanquée d'un dentienle accessoire. Cette disposition constituée d'éléments tricuspides se retrouve pratiquement dans tous les geures étudiés : chez Aethra et O. imperialis, les dents carénées tricuspides (avec les trois pointes pareillement et notablement développées) ornent à la fois le bord antéro-latéral et le bord postéro-latéral. Chez O. stimpsoni et d'autres Osachila telles O. japonica, O. sona, les dents carénées tridenticulées (et avec les trois denticules inégaux) ne garnissent que le bord antéro-latéral, le bord postéro-latéral n'étant pourvu que de dents carénées simples sans denticules accessoires. La forme tricuspide des dents s'efface plus ou moins sur le bord postéro-latéral : ainsi chez O. levis le bord postéro-latéral ne porte que des lobes triangulaires, et chez les Hepatus il ne subsiste que des tubercules pointus.

Il faut noter que si, chez Aethra (fig. 1, 5, 25), le bord antéro-latéral se rattache directement au bord orbitaire, par contre chez les autres genres celui-ci passe sur la face ventrale de la earapaee : chez les Osachila (fig. 2, 3, 6, 7, 26, 27) il se perd dans la zone sous-hépatique; chez Hepatus (fig. 9) il remonte jusqu'à l'angle antéro-externe du cadre buccal.

- 5) Front. Le front est étroit, saillant, bilobé, soit que les deux lobes se réunissent en unc épaisse avancée triangulaire (Aethra: fig. 5, 25), soit qu'ils apparaissent arrondis et faiblement séparés (O. stimpsoni: fig. 6, 26), soit qu'ils soient subdroits (O. tuberosa: fig. 7, 27) ou droits d'où un aspect comme tronqué (Hepatus: fig. 9, 18), avec une nette encoche.
- 6) Région orbito-antennaire. Chez les formes à carapace de type parthénopien (Aethra, Osachila primitives), les orbites sont entièrement on presque entièrement cachécs en vue dorsale; chez les autres formes (Hepatus par exemple) les orbites sont an contraire bien visibles. Elles sont très petites, circulaires, avec un angle externe pas ou peu marqué. L'hiatus orbitaire est occupé, soit par le grand article basal antennaire seul (Aethro), soit par ce dernier et partiellement par l'article basilaire de l'antennule, avec un léger (Osachila stimpsoni, Actaeomorpha erosa) on un notable (Osachila tuberosa, Hepatus) intervalle jusqu'au front.

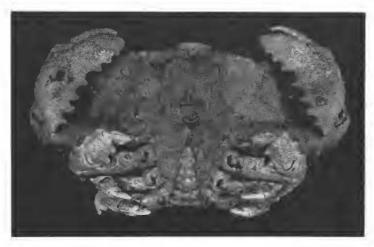
Les pédoncules oculaires sont peu allongés, globuleux, et se terminent par une cornée peu développée; celle-ci est tout à fait rudimentaire chez *Actaeomorpha* (fig. 8, 21, 22).

Les antennes sont très courtes, avec un segment basal relativement développé et un flagelle extrêmement réduit; elles apparaissent plus ou moins enchâssées mais sont toutefois mobiles. Longitudinales chez Aethra scruposa, légèrement inclinées chez A. scutata (fig. 5) et O. stimpsoni (fig. 6, 26), elles sont plus obliques chez O. tuberosa (fig. 7, 27).

Fig. 25. — Aethra scutata Smith, 3 86 × 135 mm, Golfe de Californie, L. Diguet coll., Bouvier det.: vue ventrale.

Fig. 26. — Osachila stimpsoni Studer, & 22 × 30 mm, Sénégambie, « Calypso » coll., Forest et Guinot det. : vue fronto-buccale.

Fig. 27. — O. tuberosa Stimpson, & 15.5 × 17 mm, « off E. coast of Florida, Silver Bay Exp. »: région fronto-buccale.







La conformation du pédoncule antennaire, et principalement les rapports du segment basal (celui qui fait suite à l'opercule urinaire) avec le front, les orbites et les antennules, caractérise et permet de grouper comme suit les genres envisagés. Dans un premier groupe, chez les Aethra (fig. 5), les antennes semblent se réduire à leur pédoncule : en effet l'article basal, qui atteint un développement très prédominant, s'allonge jusqu'au front et vient largement en contact avec ce dernier, de sorte qu'à lui seul il clôt l'hiatus orbitaire. Dans un deuxième groupe, où entrent Osachila stimpsoni (fig. 6) et Actaeomorpha erosa (fig. 8), le développement de l'article basal antennaire est encore relativement grand mais non assez toutefois pour qu'il y ait contact avec le front : entre ce dernier et le bout distal de l'article il reste un léger intervalle qui permet à une faible partie de l'article basilaire des antennes d'entrer en relation avec l'hiatus orbitaire. Chez Osachila tuberosa (fig. 7) et chez les Hepatus (fig. 9) le segment basal est plus réduit (quoique toujours plus long que large, même chez Hepatus où il est le plus court, il dépasse à peine ou pas du tout le bord infra-orbitaire) de sorte qu'il entre dans une faible part dans la clôture du hiatus, celui-ci étant alors largement limité du côté interne par le grand article basal antennulaire.

Nous n'avons pas examiné la plupart des Osachila mais il est probable que plusieurs degrés doivent sc distinguer dans l'avancement du segment basal antennaire.

Le segment basal des antennules a chez les Aethra, où il est considérablement développé par rapport au fouet qui est réduit, la même inclinaison que le segment basal antennaire : ainsi, il est orienté longitudinalement chez A. scruposa et s'incline un peu chez A. scrutata. Chez les Osachila, où l'article basal antennulaire est encore assez développé, et chez les Hepatus, où c'est au contraire l'article suivant qui occupe la plus grande partie de la fosse antennulaire, les antennules se replient obliquement (à un faible degré chez O. stimpsoni, davantage chez O. tuberosa).

- 7) Région buccale. Chez Aethra, Osachila, Hepatus, Hepatella et Actaeomorpha où un caractère commun est le contour continu « par intégration » des diverses parties des maxillipèdes externes, complété par une étroite coaptation de l'opercule ainsi réalisé avec le bord du cadre buccal —, on peut pour simplifier distinguer trois formes principales en rapport avec le dispositif respiratoire.
- a) Chcz Aethra (fig. 5, 11, 25), la face antéro-ventrale de la carapace est plane et les maxillipèdes externes, dont les diverses parties sont au même niveau, offrent une surface située dans le prolongement des vastes régions hépatico-ptérygostomiennes. L'exopodite est bien développé, droit, et porte un flagelle; la coxa de l'endopodite montre une large dilatation triangulaire qui obture l'orifice afférent; l'ischion a des bords parallèles, l'interne plus long que l'externe; sur son bord postéro-externe, un peu oblique mais nullement échancré, le mérus est longé par l'exopodite. Les orifices efférents, formés par un léger soulèvement juste à l'angle antéro-externe du mérus, sont situés de part et d'autre du cadre buccal, donc éloignés. En effet, le courant d'eau respiratoire efférent s'effectue sur les

côtés du cadre buccal par deux sinus limités par les crêtes endostomiennes et dont le plancher est constitué par le bout distal de l'endopodite de mxp1 allongé et incurvé en gouttière.

- b) Chez Osachila stimpsoni (fig. 6, 14, 26), O. japonica (fig. 12) et O. imperialis (fig. 13), la disposition se modifie : en vue ventrale, toute la région buccale antérieure s'infléchit, s'abaisse et se rétrécit en triangle à son extrémité. Parallèlement, l'exopodite des mxp3 qui est terminé par un fouet 1 s'incurve; le mérus s'échancre à son angle postéro-externe pour la réception de la tête de l'exopodite. Les deux orifices efférents sont relativement proches mais encore séparés par la voussure paramédiane du cadre buccal : les sinus efférents, profondément creusés et bien délimités par la lacini des mxp1, occupent donc encore une position latérale. Pour les petites différences affectant ce type d'appareil respiratoire, nous renvoyons aux remarques sous Osachila.
- c) Chez Osachila tuberosa (fig. 7, 15, 27), et sans doute chez les autres Osachila américaines, chez Actaeomorpha (fig. 8, 21, 22) et chez Hepatus (fig. 9) s'accentue le redressement (en vue frontale) de toute la région buccale antérieure. Il y a formation d'une face fronto-buccale limitée en arrière par le prolongement du bord latéral de la carapace sur la région ventrale. Il sc produit à ce niveau un rétrécissement et un allongement considérables du cadre buccal qui va jusqu'à s'avancer et à déborder sur l'épistome (chez Hepatus). Les bords des mxp3 sont fortement convergents; l'exopodite est tout à fait incurvé; le mérus de l'endopodite est allongé et triangulaire avec une profonde encoche dans sa partie proximale externe pour l'insertion de la têtc exopodiale <sup>2</sup>. Les orifices efférents sont contigus, puisqu'ils s'ouvrent au sommet rétréci du cadre buccal de part et d'autre du septum médian et que les canaux efférents occupent la totalité de l'endostome.

Ainsi se trouve réalisé un type parfait d'appareil oxystome. Nous avons déjà relevé à propos d'Osachila (par exemple O. sona) des petites différences qui correspondent à autant de formes de passage entre le type précédent et celui-ci.

Notons que le palpe de l'endopoditc de mxp3, encore visible en vue dorsale chez Aethra, passe entièrement sous la face interne du mérus chez Osachila tuberosa ct les Hepatus. Chez ces derniers remarquons, enfin, sur les mxp3 la réduction de la coxa fermant l'orifice afférent.

8) Plastron sternal. — Nous donnons plusieurs dessins du plastron sternal. Celui-ci, à l'ornementation près, est peu différent d'un genre à l'autre : chez Aethra (fig. 25, 28) il est notablement rétréci au niveau des appendices p3 — p4, de sorte que les sternites 7 et 8 ne sont pas

<sup>1.</sup> Nous avons vérifié l'existence du fouet exopodial de mxp3 chez Osachila stimpsoni, où il est très développé, chez O tuberosa, où il semble plus court, et chez Actaeomorpha erosa. Il a disparu dans le genre Hepatus. Dans sa diagnose des Matutinae (avee Matuta, Hepatus, Hepatula, Osachila), Balss (1957, p. 1611) indique que l'exopodite de mxp3 est sans fouet : c'est vrai pour Matuta et pour Hepatus mais non pour Osachila stimpsoni ni O. tuberosa. Il serait intéressant de vérifier si le fouet exopodial est présent chez toutes les Osachila (et s'il y montre une réduction) et chez Hepatella.

2. Voir la note ci-dessus.

visibles. Chez Osachila tuberosa (fig. 31) le sternite 7 est visible et chez Hepatus (fig. 30) il apparaît plus largement.

Signalons enfin qu'il y a toujours (quoiqu'à l'état obsolète chez Aethra scruposa) une gouttière axiale creusée dans le sternum juste au-dessus du niveau de l'extrémité de l'abdomen. Assez profonde mais courte et en forme d'écusson chez A. scutata et chez Osachila stimpsoni (chez cette dernière, fig. 29, entre les bases des chélipèdes le sternum offre une fosse profonde bipartite, cf. p. 838), cette gouttière est plus allongée chez O. tuberosa, chez Hepatus et chez Actaeomorpha, formes où elle se prolonge sous forme d'une faible dépression jusqu'à la pointe sternale, entre les mxp3, rappelant ainsi ce qu'on voit chez les Oxystomata Leucosiidae.

9) Abdomen. — L'abdomen mâle comporte 7 segments chez Aethra (fig. 28), chez Actaeomorpha (fig. 22) et chez Osachila stimpsoni (avec les segments 3—5 légèrement ankylosés; fig. 29); 5 segments, avec des sutures plus ou moins nettes entre les articles 3—5, chez O. tuberosa (fig. 31) et chez les Hepatus (fig. 30).

L'abdomen femelle est formé de 7 segments chez tous les genres et espèces considérés.

10) Chélipèdes. — Les chélipèdes, égaux (ou subégaux), offrent dans les genres étudiés des similitudes remarquables. Ils sont forts sans être grands ni longs. La pince, excavée à sa face interne, est un peu inclinée en bas et en dedans; son bord inférieur est armé de dents soit très aiguës (par exemple chez Aethra 1, Osachila stimpsoni, O. imperialis, O. japonica, O. sona) soit pointues (par exemple O. lata, Actaeomorpha), soit émoussées (Hepatus). Le doigt fixe est largement triangulaire et infléchi vers le bas. Un trait qui semble commun à toutes les espèces des cinq genres est la conformation des doigts des pinces avec leur très particulière extrémité colorée. Le mérus est triquètre avec de fortes carènes dentées chez les Aethra et certaines Osachila, subcylindrique ailleurs. Mais ces différences sont secondaires : les chélipèdes ont la même conformation, avec le même type d'attache méro-carpiale et carpo-propodiale et le même type d'articulation sur le sternum.

Une seule différence (outre celles liées à l'ornementation) peut être relevée et, comme il s'agit d'un phénomène de soudure entre articles et cela à divers degrés d'avancement, on peut comparer l'évolution de ce caractère à celle d'autres caractères, par exemple à ceux déterminant la formation du cadre buccal oxystome ou la soudure des segments de l'abdomen mâle. Chez les Aethra (fig. 25, 28) et chez Osachila stimpsoni (fig. 29) le chélipède est — dirons-nous — de type « normal », avec un basis-ischion « normal », c'est-à-dire séparé du mérus par une ligne d'articulation, ankylosée certes, mais fort nette. Chez O. tuberosa (fig. 31) et chez les Hepatus (fig. 30) l'articulation entre basis-ischion et mérus tend à disparaître et se trouve seulement indiquée par une trace de suture plus ou moins décelable.

Ce caractère du fusionnement (sur les chélipèdes) du basis-ischion avec le mérus est, aux simples variations près dans le degré de soudure,

1. A l'exception d'Aethra edentata Edmondson.

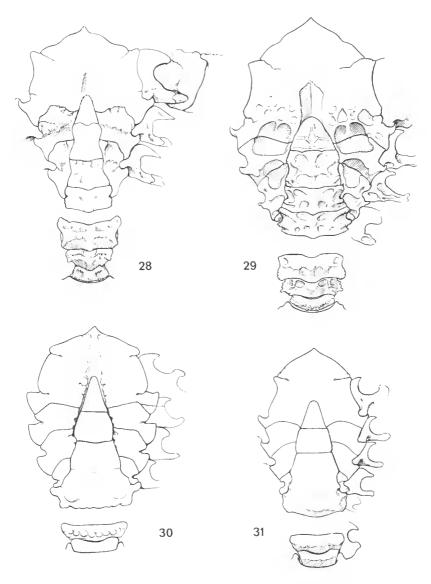


Fig. 28-31. — Plastron sternal et abdomen mâles.

- 28. Aethra scutata Smith, & 86 × 135 mm, Golfe de Californie, Bouvier det. (× 0,8).
- 29. Osachila stimpsoni Studer, & 22 × 30 mm, Sėnégambie, Forest et Guinot det.  $(\times 3,7).$
- 30. Hepatus pudibundus (Herbst),  $323 \times 33$  mm, Guyane française, Guinot det. (× 2,5). 31. Osachila tuberosa Stimpson,  $315.5 \times 17$  mm, « off E. coast of Florida, Silver Bay Exp. » ( $\times$  3,7).

commun à tous les Oxystomata Calappidae (sauf chez Matuta et Orithya, genres considérés comme primitifs et parfois rapprochés des Dorippidae) et Leucosiidae. Nous montrerons ailleurs que chez les Xanthidae, si la plupart des genres offrent un chélipède « normal », par contre un certain nombre d'entre eux montrent une ébauche de soudure (par exemple en comparant les espèces de Menippe et Myomenippe) ou une « soudure » très poussée, par exemple chez Carpilius, † Palaeocarpilius, Euryozius (= Gardineria), † Ocalina, Sphaerozius, Pilumnoides, Dacryopilumnus.

11) Pléopodes mâles. — Toutes les cspèces étudiées dont les appendices sexuels mâles sont connus se caractérisent par un pléopode 2 allongé : il est plus long, de même longueur ou légèrement plus court que le pléopode 1 (cf. fig. 33 : Osachila stimpsoni; fig. 35 : O. tuberosa; fig. 40 : Aethra scruposa; chez Actaeomorpha erosa, le pl2 est également bien développé, juste un peu plus court que le pl1).

Le pl1 & est sensiblement de même type mais paraît toutefois assez variable, même à l'intérieur du genre : par exemple chez Aethra scruposa (fig. 39) et A. scutata (fig. 38), et également chez Osachila stimpsoni (fig. 32 a, b) et O. tuberosa (fig. 34 a, b). Dans cette dernière espèce, le pl1 se rapproche de celui rencontré chez les Hepatus (cf. Holthuis, 1959). Nous figurons aussi le pl1 & d'Actaeomorpha erosa (fig. 41). Pour comparaison, nous représentons les pléopodes mâles 1 et 2 de Thyrolambrus erosus (Miers) (fig. 36 a, b, 37).

## Discussion sur les affinités.

Plusieurs caractères que nous venons de passer en revue paraissent témoigner du sens précis de l'évolution, de tendances évolutives associées (cf. Dracu, 1959). En utilisant l'évolution de chaque caractère morphologique pris isolément, une série de formes peut être établie. Elle est la même pour des caractères très divers.

Notre série se constitue ainsi: 1) Aethra; 2) Osachila stimpsoni; O. imperialis et O. japonica; 3) Osachila américaines (à divers stades), Actaeomorpha, et enfin Hepatus. En suivant l'évolution parallèle des caractères on constate que: a) chez les formes à cadre buccal brachygnathe ou montrant seulement l'ébauche d'un cadre oxystome, les antennules et les antennes se replient longitudinalement ou peu obliquement, l'abdomen mâle a tous ses segments distincts, le sternum est rétréci à sa base, le basisischion des chélipèdes est séparé du mérus, le fouet exopodial de mxp3 est présent, l'habitus et l'ornementation sont parthénopiens; etc.; b) corrélativement au développement du cadre buccal oxystome, les antennules et les antennes se replient plus obliquement, les segments abdominaux (3—5) se soudent (chez les mâles seulement), le sternum s'élargit à sa base, le basis-ischion se fusionne avec le mérus, le fouet exopodial de mxp3 se réduit ou disparaît, l'habitus et l'ornementation ne sont pas parthénopiens; etc.

Une caractéristique morphologique de ccs formes fait penser aux Leucosiidae : il y a, creusée dans le sternum en avant de l'abdomen,

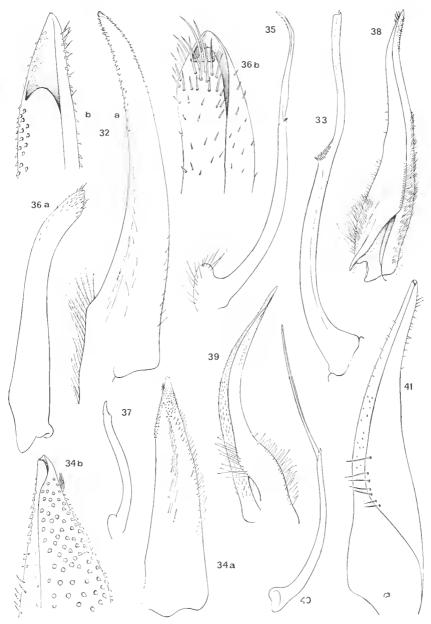


Fig. 32, 33. — Osachila stimpsoni Studer, 3 22  $\times$  30 mm, Sénégambie, Forest et Guinot det. : 32a, pl1 ( $\times$  19); 32b, id., extrémité ( $\times$  56); 33, pl2 ( $\times$  19).

Fig. 34, 35. — O. tuberosa Stimpson, & 15,5 × 17 mm, « off E. coast of Florida, Silver Bay Exp. »: 34a, pl1 (× 19); 34b, id., extrémité (× 56); 35, pl2 (× 19).

Fig. 36, 37. — Thyrolambrus erosus (Miers), & 11 × 13 mm, Maurice, Carlé coll., Bouvier det.: 36a, pl1 (× 19); 36b, id., extrémité (× 56); 37, pl2 (× 19).

Fig. 38. — Aethra scutata Smith, 3, Galapagos, Velero III: pl1 (d'après Garth, 1958, pl. Z3, fig. 12) (× 4).

Fig. 39, 40. — Aethra scruposa (Linné), 3 67 × 97 mm, Maurice, Bouvier det.: 30, pl1 (× 4,6); 40, pl2 (× 4,6).

Fig. 41. — Actaeomorpha erosa Miers, 3 6  $\times$  7,2 mm, Maurice, Carié coll., Bouvier det.: pl1 ( $\times$  56).

une dépression centrale qui semble préfigurer une remontée de l'abdomen au-delà du niveau des p1 et même jusqu'à la base des maxillipèdes comme c'est le cas chez les Leucosiidae. Bien entendu, cela n'implique pas nécessairement un lien phylogénique, car la même tendance évolutive a pu apparaître dans des groupes différents.

On considère généralement que le développement du segment basal antennaire constitue un élément essentiel, à la fois de discrimination systématique et d'indication du degré évolutif : le segment basal antennaire, qui est loin du front chez les formes primitives, tend à entrer en contact avec celui-ci dans les formes plus évoluées. Or, ehez Aethra, forme que nous considérons comme plus primitive qu'Osachila tuberosa, e'est le contraire (cf. p. 832). De toutes façons, il est bien connu que la présence d'un ou plusieurs caractères « évolués » ehez une forme « primitive » n'est pas rare. Par ailleurs, un point important reste à préeiser. Tout porte à croire que notre échelle de formes, depuis le type brachygnathe jusqu'au type oxystome, correspond au processus réel de l'évolution et indique par là-même le stade phylogénique des espèces eonsidérées. Mais cela ne signifie pas qu'elle représente la filiation linéaire et, dans tous les cas, directe des espèces en question. Il faut tenir compte du fait que notre choix des genres a été restreint et qu'Aethra a été isolée des autres Parthenopidae.

Et ainsi nous sommes amenée au problème des relations du genre Aethra, et par là-même des genres Osachila, Hepatus, Hepatella et Actaeomorpha, avec les Parthenopidae. Sans vouloir ici trancher la question, il faut eonvenir dès à présent qu'il semble difficile de séparer Aethra (et aussi les Osachila primitives) de genres tels que Thyrolambrus Rathbun (= Parthenopoides Miers) ou Cryptopodia <sup>1</sup> H. Milne-Edwards ou Heterocrypta Stimpson (par exemple H. petrosa Klunzinger). On pourrait en effet eonsidérer ces trois genres comme plus primitifs qu'Aethra (de la même façon que ce dernier l'est par rapport à Osachila): pas de erêtes endostomiennes eomplètes et pas de prolongement en gouttière de l'endopodite de mxp1 [fig. 10: Thyrolambrus cariei (Bouvier)]; et, chez Cryptopodia et Heterocrypta, segment basal antennaire éloigné de l'orbite, etc.

En même temps que se développe le earactère oxystome disparaît l'habitus parthénopien dans plusieurs de ses earactéristiques (forme de la earapaee, armature des bords latéraux, ornementation, etc.). Cà et là, des traits typiquement parthénopiens se manifestent : par exemple, ehez Osachila stimpsoni, forme « parthénoxystomienne », on trouve sur le sternum entre les bases des ehélipèdes une profonde bosse plus ou moins bipartite qui est eomparable à ce qui existe chez Thyrolambrus ou Daldorsia.

A un niveau taxonomique plus élevé, on peut s'interroger sur les rapports entre d'une part Aethra (et aussi les autres Parthenopinae), Osachila, Hepatus et Hepatella et d'autre part l'ensemble des Oxystomata. Et tout d'abord avec les Matuta, auxquelles on a rattaché les derniers genres eités, ensuite avec les Calappinae, et enfin avec les Leucosiidae. Comme l'a bien remarqué Bouvier (1940, p. 306, 307), certains carac-

<sup>1.</sup> Voir à ce propos l'historique d'Aethra. Chez Cryptopodia, on a, comme chez Aethra, un notable élargissement du sternum au niveau des chélipèdes.

tères morphologiques distinguent assez mal les Oxyrhyneha de beaueonp d'Oxystomes. Nous avons vu que Miers (1879) — sans aller aussi loin que Strahl (1862 a, b) — a fait observer combien eertains dispositifs respiratoires des Parthenopidae (par exemple Solenolambrus, Mesorhoea, etc.) ne sont pas sans rappeler ceux des Oxystomes. Les careinologistes ont généralement vu daus ce earaetère non les traces d'une parenté mais une simple similitude ou eonvergence. Peut-être, dans l'avenir, des recherches plus poussées montreront-elles que Lambrus et Calappa sont moins éloignés qu'on ne le suppose. Dans des remarques concernant les relations phylogéniques basées sur la eonnaissance actuelle des Crabes fossiles, Glaessner (1960, p. 46) écrit que les Oxyrhyncha sont plus proches des Oxystomata que des Braehyrhyncha.

Rappelons à ce propos que de nombreux auteurs ont séparé les Parthenopidae des Oxyrhyneha pour les inclure dans les Cyelométopes (Ortmann, 1893, p. 412). Par certains caractères, il est vrai que les Parthenopidae se rattachent de près aux Cyelométopes primitifs : antennes de même type, avec l'article urinaire contigu au grand article basal; antennules repliées longitudinalement ou peu obliquement; orbites fort semblables, etc. Sans pour l'instant diseuter sur ce point, nous signalerons deux cas intéressants.

- 1) Le cas du genre Zalasius Rathbun, 1897 (= Trichia de Haan), genre énigmatique que généralement les auteurs placent, faute de mieux, dans les Parthenopinae. Nous avons examiné Z. horii Miyake, 1940. Cette espèce est étroitement apparentée aux Xanthidae du genre Banareia A. Milne Edwards, 1869 (par exemple B. armata), et, plus encore, du genre australien Banareiopsis Ward, 1936 (ef. B. australis Ward), et aussi à l'espèce sud-américaine Actaea palmeri Rathbun qu'il faut transférer dans le genre Banareia ou placer entre ee dernier et Zalasius. C'est done en étudiant eonjointement Zalasius, Banareia (avee B. palmeri) et Banareiopsis que peut-être l'on connaîtra mieux l'origine de ees formes singulières et leurs liens hypothétiques avee les Parthenopinae.
- 2) Le cas de Daira de Haan, 1833, genre de Xanthidae dont les traits morphologiques ne sont pas d'un Xanthinae typique comme on le croyait, ni non plus d'un Menippinae. La difficulté s'explique, bien sûr, par le fait qu'il s'agit d'un genre possédant plusieurs caraetéristiques primitives. L'hypothèse résultant de notre première phase de reeherches était qu'il s'agissait non d'un Xanthinae mais peut-être d'un Parthenopinae, sans doute aberrant mais non sans affinités avee Asterolambrus kusei Sakai, 1938. Un fait est ensuite venu à l'appui de ectte idée : à Dairoides Stebbing, 1920, genre proche de Daira et probablement encore plus primitif, Sakai (1965, p. 99) vient justement d'identifier son genre Asterolambrus 1. Nous espérons examiner prochainement l'espèce-type de Dairoides, D. margaritatus Stebbing, d'Afrique du Sud. Si l'on admet que Dairoides (= Asterolambrus) et, par cette voie, aussi Daira se rattachent

<sup>1.</sup> On peut comparer Asterolambrus kusei à l'espèce fossile † Phrynolambrus corallinus Bittner (cf. Lönenthey-Beurlen, 1929, pl. 7, fig. 6-7, 9-10).

aux Parthenopinae (ou mieux, on peut imaginer qu'ils représentent une forme ancestrale de même origine que certains Parthenopinae), il devient nécessaire d'envisager également le sort de Xanthidae rappelant Daira à maints égards, à savoir les genres Glyptoxanthus A. Milne Edwards, Carpoporus Stimpson, Euxanthus Dana et Hypocolpus Rathbun.

Pour le problème des liens entre Parthenopinae et Majidae, il serait intéressant de voir de plus près le cas des deux genres Eurynome Leach, 1814, et Majella Ortmann, 1893. Le genre Eurynome est rangé parmi les Majidae dans la sous-famille des Pisinae, et maints auteurs viennent encore tout récemnient d'en étudier les espèces (cf. Hartnoll, Griffin, etc.). Les carcinologistes ont souvent mentionné le caractère parthénopien des pinces d'*Eurynome*. Et — comme nous l'a fait remarquer P. Drach —, Stephensen, dans sa faune du Danemark (1910, p. 66), place Eurynome non chez les Majidae mais chez les Parthenopidae. Le genre Majella 1, décrit par Ortmann (1893, p. 51, pl. 3, fig. 5) pour une espèce du Japon, M. brevipes, et dernièrement retrouvé par Sakai (1965, p. 84, pl. 37, fig. 4), est considéré comme un Majinae. Or, Majella et Eurynome ne peuvent appartenir à des sous-familles différentes, et peutêtre même faudrait-il mettre le premier en synonymie avec le deuxième : la ressemblance entre Majella et Eurynome est surtout frappante quand on compare une M. brevipes adulte à une jeune Eurynome aspera (Pennant) ou E. spinosa Hailstone (cf. Hartnoll, 1961, fig. 5 a, 5 b). Un premier point est donc de rapprocher Majella et Eurynome. Le deuxième point est que ces deux genres offrent des caractères de Majidac tout en présentant des traits qui les en éloignent et pourraient indiquer des affinités avec les Parthenopinae, par exemple la soudure incomplète de l'article basal antennaire avec les parties avoisinantes et la position contiguë de celui-ci avec l'article urinaire qui est peu éloigné du cadre buccal, la forme du cadre buccal et des inxp3, la morphologie des chélipèdes et certains détails de l'ornementation. P. Drach nous a signalé qu'Eurynome se distinguait de Majidae tels que Libinia, Pisa, Maja, Inachus, Macropodia: 1) par le rang de la muc de puberté qui est bien antérieure à la dernière mue, comme chez les Parthenopidae; 2) par l'abdomen femelle non arrondi et à somites non ankylosés après la mue de puberté, d'où une ponte mal couverte latéralement; 3) par l'absence d'instinct de déguisement (communication personnelle de M. Burgi).

Une comparaison minutieuse d'Eurynome et de Majella avec des Pisinae mais surtout avec des Majinae (comme Leptomithrax ou Schizophrys) et avec des Mithracinae est donc à faire, en même temps qu'une étude comparative des stades larvaires et des cycles biologiques. C'est justement la connaissance des stades post-larvaires qui a mis en lumière les affinités avec les Majidae d'Eurynolambrus H. Milne Edwards et Lucas, genre monospécifique jusqu'alors rangé dans les Parthenopidae. Ainsi, Krefft (1952) a montré que des changements importants interviennent au cours

<sup>1.</sup> Nous sommes particulièrement heureuse de remercier Sa Majesté l'Empereur du Japon qui a fait don au laboratoire des Arthropodes du Muséum National d'Histoire Naturelle de trois espèces japonaises de Crabes (dont Majella brevipes) faisant partie de sa collection personnelle.

de la croissance d'Eurynolambrus: ehez le jeune, la carapace est piriforme et porte des poils en erochet comme chez les Majidae, ct chez l'adulte la carapace devient parthénopienne et dénuée des soies caractéristiques. Eurynome et Eurynolambrus sont placés dans les Pisinac par Griffin (1966, p. 42, 45, fig. 8). En ce qui eoncerne Eurynolambrus nous pensons qu'il est bien difficile de le séparer de genres, tels que Jacquinotia Rathbun, placés dans une sous-famille différente (Mithracinae). Quant aux genres Eurynome et Majella, il est possible que la ressemblance avec les Parthenopidae se révèle être un phénomène de convergence (comme dans le cas d'Eurynolambrus), mais encore faudra-t-il leur attribuer une position systématique plus satisfaisante à l'intérieur des Majidae 1.

En conclusion, nous proposons pour l'instant de réunir les genres Aethra, Osachila (ce dernier comprenant en gros deux groupes d'espèces), Hepatus, Hepatella et Actaeomorpha dans la même unité taxonomique (dont une étude ultéricure précisera le niveau systématique), unité que l'on pourrait qualifier de « parthénoxystomienne » si l'on y rattache les autres Parthenopinac. Nous n'y incluons pas les Matuta qui, bien que rappelant les Hepatus, offrent des caractères de Dorippidae.

Laboratoire de Zootogie (Arthropodes) du Muséum National d'Histoire naturelle 61, rue de Buffon, Paris, 5°.

## BIBLIOGRAPHIE

- ADENSAMER, T., 1898. Decapoden. Gesammelt auf S.M. Schiff « Pola » in den Jahren 1890-1894. Zoologische Ergebnisse. XI. Berichte der Commission für Erforschung des östlichen Mittelmeeres. XXII. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 65, pp. 597-628, 1 fig.
- Alcock, A., 1895-1898. Materials for a Carcinological Fauna of India. —1895. No 1. The Brachyura Oxyrhyncha. J. Asiat. Soc. Bengal, Calcutta, 64, part 2, no 2, pp. 157-291, pl. 3-5. 1896. No 2. The Brachyura Oxystomata. Ibid., 65, part 2, no 2, pp. 134-296, pl. 6-8. 1898. No 3. The Brachyura Cyclometopa. Part I. The Family Xanthidae. Ibid., 67, part 2, no 1, pp. 67-233.
- Balss, H., 1935. Brachyura of the Hamburg Museum Expedition to South-Western Australia 1905. J. R. Soc. W. Australia, 21, pp. 113-151, pl. 13.
  - 1957. In: Dr. H. G. Bronns, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Fünfter Band, I. Abteilung, 7. Buch. Decapoda. 13. Lieferung, pp. 1673-1770, fig. 1200-1212.
- Barnard, K. H., 1950. Descriptive Catalogue of South African Decapod Crustacea. Ann. South Afric. Mus., 38, pp. 1-837, fig. 1-154.
- Boone, L., 1934. Stomatopoda and Brachyura. Scientific Results of the World Cruise of the Yacht « Alva » 1931. Bull. Vanderb. Mus., Huttington N. Y., 5, pp. 1-210, 109 pl.

<sup>1.</sup> En parenthèse, signalons que nous rattachons aux Oxyrhyncha, plus précisément aux Majidae, le genre *Pliosoma* Stimpson, 1860, actuellement rangé dans les Corystidae parmi les Atelecyclinae.

- BOUVIER, E.-L., 1915. Décapodes Marcheurs (Reptantia) et Stomatopodes recucillis à l'île Maurice par M. Paul Carié. Bull. Sci. France Belg., 48, pp. 178-318, fig. 1-42, pl. 4-7.
  - 1940. Décapodes Marcheurs. Faune de France, 37, pp. 1-404, fig. 1-222, pl. I-14.
- Chilton, C., 1911. The Crustaeca of the Kermadec Islands. Trans. Proc. New Zeal. Inst. (1910), 1911, 43, pp. 544-573, fig. 1-4.
- Costlow, J. D., Jr., et C. G. Brookhout, 1962. The larval development of Hepatus epheliticus (L.) under laboratory conditions. The Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society, 78, no 2, pp. 113-125, 8 fig.
- Dana, J. D., 1852-1855. Crustacca. United States Exploring Expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Part 1, 13, pp. 1-v111, 1-685, 1852. Atlas, 13, pp. 1-27, pl. 1-96, 1855.
- Doflein, F., 1904. Brachyura. In: Wiss. Ergebn. Deutschen Tiefsec-Exped. « Valdivia », VI, pp. 1-xiv, 1-314, 68 fig. et cartes, 1 pl. Atlas de 58 pl.
- Drach, P., 1959. Groupe de tendances évolutives chez les Braehyoures. In: XVth Intern. Congr. Zoology, Sect. II, Pap. 34, pp. 158-160.
- Edmondson, C. H., 1925. Grustacea. Marine Zoology of Tropical Central Pacific. Bull. Bernice P. Bishop Mus. Honolulu, no 27, pp. 3-62, fig. 1-8, pl. 1-4.
  - 1933. Crustacea. In: Reef and Shore Fauna of Hawaii. Spec. Publ. Bishop Mus. Honolulu, no 22, pp. 191-271, 50 fig.
  - 1935. New and rare Polynesian Crustacea. Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus. Honolulu, 10, no 24, pp. 1-40, fig. 1-11, pl. 1-2.
  - 1946. Reef and Shore Fauna of Hawaii. Spec. Publ. Bernice P. Bishop Mus. Honolulu, 22, pp. 4-111, 1-381, fig. 4-223.
  - 1951. Some Central Pacific Crustaceans. Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus. Honolulu, 20, no 13, pp. 183-243, fig. 1-38.
- FANON, W., 1895. The stalk-eyed Crustacea. In: Reports on an Exploration off the West Coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer « Albatross », during 1891, Lieut.-Commander Z. L. Tanner, U.S.N., commanding, XV. Mem. Mus. Comp. Zoöl., Harvard, 18, pp. 1-292, pl. Λ-K, 1-56.
- FLIPSE, H. J., 1930. Die Decapoda Brachyura der Siboga-Expedition. VI. Oxyrhyncha: Parthenopidae. Siboga-Exped., Monog. 39c2, pp. 1-96, fig. 1-44.
- Forest, J. et D. Guinot, 1966. Campagne de la Calypso dans le Golfe de Guinée et aux îles Principe, São Tomé et Annobou (1956). 16. Crustacés Décapodes: Brachyoures. In: Rés. Scient. Campagnes Calypso. Ann. Inst. Océan., 44, pp. 23-124, fig. 1-19.
- FOWLER, H. W., 1912. The Crustacca of New Jersey. Ann. Rep. New Jersey State Mus. (1911), 1912, pp. 29-650, pl. 1-150.
- Garth, J. S., 1940. Some new Species of Brachyuran Crabs from Mexico and the Central and South American mainland. Allan Hancock Pac. Exped., 5, no 3, pp. 53-126. pl. 11-26.
  - 1946. Littoral brachynran fauna of the Galapagos Archipelago. Ibid.,
     5, nº 10, pp. 1-1v, 341-600, 1 fig., pl. 49-87.
  - 1948. The Brachyura of the « Askov » Expedition with remarks on

- carcinological collecting in the Panama Bight. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 92, art. 1, pp. 1-66, fig. 1-5, pl. 1-8.
- 1957. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-1949. No 29. The Crustacea Decapoda Brachyura of Chile. Lunds Univ. Arsskr., n. s., Avd. 2, 53, no 7, pp. 1-128, fig. 1-11, pl. 1-4.
- 1958. Brachyura of the Pacific Coast of America, Oxyrhyncha. Allan Hancock Pac. Exped., 21, part 1, pp. 1-x11, 1-499, fig. 1-9; part 2, pp. 501-854, pl. A-Z4, 1-55.
- GLAESSNER, M. F., 1960. The Fossil Decapod Crustacea of New Zealand and the Evolution of the Order Decapoda. *Paleont. Bull. N. Z.*, 31, 63 p., 24 fig., 7 pl.
- Griffin, D. J. G., 1966. The Marine Fauna of New Zealand: Spider Crabs, Family Majidac (Crustacea, Brachyura). N. Z. Dep. sci. industr. Res. Bull., 172, pp. 1-112, fig. 1-23, pl. 1-4.
- HAAN, W. DE, 1833-1844. Crustacca. In: DE SIEBOLD, Fauna Japonica sive descriptio animalium, quae in itinere per Japoniam, jussu et auspiciis superiorum, qui summum in India Batava Imperium tenent, suscepto, annis 1823-1830 collegit, notis, observationibus et adumbrationibus illustravit, pp. 1-xv11, 1-xxx1, 1-244, pl. 1-55, A-Q (sur les dates de publication ef. Holthuis, 1953, J. Soc. Bibliograph. Nat. Hist., 3, pp. 36-47).
- Hartnoll, R. G., 1961. A re-examination of the spider-crab *Eurynome* Leach from British waters. *Crustaceana*, 2, part 3, pp. 171-182, fig. 1-7.
- HASWELL, W. A., 1882. Catalogue of the Australian Stalk- and Sessile-eyed Crustacca. Sydney, 326 p., 4 pl.
- Heming, F., 1958 (éditeur). Official list of generic names in Zoology. First installment: Names 1-1274. International Trust for Zoological Nomenclature, London, pp. 1-xxxvi, 1-200.
- HERKLOTS, J. A., 1861. Symbolae carcinologicae. Étude sur la classe des Crustacés. I. Catalogue des Crustacés qui ont servi de base au système carcinologique de M. W. de Haan, rédigé d'après la collection du Musée des Pays-Bas et les Crustacés de la faune du Japon. Tijdschr. Ent., 4, pp. 116-156.
- Holthuis, L. B., 1959. The Crustacea Decapoda of Suriname (Dutch Guiana). Zool. Verh. Rijksm. Natuur. Hist. Leiden, 44, pp. 1-296, 67 fig., 16 p.
- IHLE, J. E. W., 1918. Die Decapoda Brachyura der Siboga-Expedition. III. Oxystomata: Calappidac, Lcucosiidae, Raninidae. In: Siboga-Expeditie, Monogr., 39b2, pp. 155-322, fig. 78-148.
- KREFFT, S., 1952. The early post-larval stages and systematic position of Eurynolambrus australis M. E. and L. Trans. roy. Soc. N. Z., 79, pp. 574-578, 1 pl.
- LAMARCK, J. B. P. A. de, 1818. Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; précédée d'une Introduction offrant la Détermination des caractères essentiels de l'Animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie, 5, pp. 1-612.
- LATREILLE, P. A., 1802-1803. Histoire naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes. Ouvrage faisant suite à l'Histoire naturelle, générale et particulière, composée par M. Leelerc de Buffon, et rédigée

- par C. S. Sonnini, membre de plusieurs Sociétés savantes, **3**, pp. 1-467; **5**, pp. 1-406, pl. 38-43; **6**, pp. 1-392, pl. 44-57.
- 1817. Crustacés, Arachnides et Insectes. In: Cuvier, G.: Le Règne animal, distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Vol. 3, xxix-653 p.; vol. 4, 584 p.
- LÖRENTHEY, E. et K. BEURLEN, 1929. Die fossilen Decapoden der Länder der ungarischen Krone. Geol. Hungarica, Ser. Palaeont., 3, pp. 1-420, 49 fig., pl. 1-16, 19 tabl.
- MIERS, E. J., 1878. On Actaeomorpha erosa, a new genus and species of Grustacea. J. Linn. Soc. London, Zool., 13 (1877), 1878, pp. 183-185, pl. 14.
  - 1879. On the elassification of the Maioid Crustaeea or Oxyrhyneha, with a Synopsis of the Families, Subfamilies and Genera. *Ibid.*, 14, pp. 634-673, pl. 12-13.
  - 1886. Report on the Braehyura collected by H.M.S. « Challenger » during the years 1873-1876, in: Report Scient. Res. Voyage H.M.S. « Challenger », Zool., part 49, 17, pp. 1-L, 1-362, 29 pl.
- Milne Edwards, A., 1862-1865. Monographie des Crustacés fossiles de la famille des Cancériens. Ann. Sci. nat., Zool., 4e sér., 18, pp. 31-85, 10 pl., 1862. 4e sér., 20, pp. 273-324, pl. 5-12, 1863. 5e sér., 1, pp. 31-88, pl. 3-9, 1864. 5e sér., 3, pp. 297-351, pl. 5-13, 1865.
  - 1873-1881. Études sur les Crustaeés Podophthalmaires de la région mexicaine in : Miss. Scient. du Mexique, Rech. Zool. Faune Amér. Centr., 5, 1, pp. 45-368, pl. 13-61.
- MILNE EDWARDS, H., 1834-1837. Histoire naturelle des Crustaeés, Paris. I. 1834, xxxv + 468 p. II. 1837, 531 p., pl. 1-28.
- Monod, Th., 1956. Hippidea et Braehyura ouest-africains. Mém. I.F.A.N., nº 45, pp. 1-674, 884 fig.
- Odnner, T., 1925. Monographierte Gattungen der Krabbenfamilie Xanthidae. I. Göteborgs K. Vet. -och Vitt. Samh. Handl., sér. 4, 29, n° 1, pp. 1-92, fig. 1-7, 5 pl.
- Ortmann, A., 1892-1893. Die Decapoden-Krchse des Strassbuger Museums. 1892. V. Hippidea, Dromiidea und Oxystomata. Zool. Ib. Iena, Abt. für Syst., 6, pp. 532-588, pl. 16. 1893. Vl. Braehyura. I. Majoidea und Caneroidea. Ibid., 7, pp. 23-88, pl. 3. 1893. VII. Braehyura. II. Cyclometopa. Ibid., 7, pp. 411-495, pl. 17.
  - 1896. Das System der Decapoden-Krebse. Zool. Ib. Syst., 9, pp. 409-453.
- Pesta, O., 1912. Die Deeapodenkrebse der Adria in Bestimmungstabellen zusammengestellt. Arch. Naturg., 78 A, no 1, pp. 93-126.
- RATHBUN, M. J., 1900. The Decapod Crustaeeans of West Africa. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, **22**, no 1.199, pp. 271-316, 2 fig.
  - 1925. The Spider Grahs of America. U.S. Nat. Mus. Bull., 129, xx-613 p., 153 fig., 283 pl.
  - -- 1937. The Oxystomatous and allied Crabs of America. *Ibid.*, 166, v<sub>1</sub>-278 p., 47 fig., 86 pl.
- Sakai, T., 1937. Studies on the Crabs of Japan. II. Oxystomata. Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku, seet. B, 3, Suppl. nº 2, pp. 67-192, 45 fig., pl. 10-19.

- SAKAI, 1938. Id. III. Braehygnatha, Oxyrhyneha. Tokyo, pp. 193-364, 55 fig., pl. 10-14.
  - 1963. Description of two new genera and fourteen new species of Japanese crabs from the collection of His Majesty the Emperor of Japan. Crustaceana, 5, part 3, pp. 213-223, fig. 1-8.
  - 1965. The Crabs of Sagami Bay. Maruzen Co., Tokyo, pp. 1-xv1, 1-206, fig. 1-27; pl. 1-100; pp. 1-92 (en japonais); pp. 1-32; 1 carte.
- Serène, R., 1954. Sur quelques espèces rares de Brachyures (Leucosidae) de l'Indo-Pacifique. Treubia, 22, part 3, pp. 453-499, fig. 1-7, pl. 7-10.
- Smith, S. I., in A. E. Verrill, 1869. On the parasitic habits of Crustacea. Amer. Nat., 3, pp. 239-250, fig. 41-42.
  - 1869 a. Descriptions of a new Genus and two new Species of Scyllaridae and a new Species of Aethra from North America. Amer. J. Sci., ser. 2, 48, pp. 118-121.
  - 1869 b. [Même titre]. Ann. and Mag. Nat. Hist., ser. 4, 4, pp. 228-231.
- Stebbing, T. R. R., 1893. A History of Crustacea. The International Scientific Series, vol. 74, xvii-466 p., 32 fig., 19 pl., London.
  - 1920. The Malacostraca of Durban Bay. XXIII. Ann. Durban Mus.,
     2, 6, pp. 263-278, pl. 28-32.
- Stephensen, K., 1910. Storkrebs. I. Skjoldkrebs. Danmarks Fauna, 9, 193 p., 108 fig.
- STIMPSON, W., 1857. Prodromus descriptionis animalium evertebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Gadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers ducibus, observavit et descripsit. III. Crustacea Maioidea. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 9, pp. 216-221.
  - 1871. Preliminary report on the Crustacea dredged in the Gulf Stream in the Straits of Florida by L. F. de Pourtales. Part I. Brachyura. Bull. Mus. Compar. Zoöl., Harvard, 2, pp. 109-160.
- STRAHL, C., 1862 a. Ueber eine neue Species von Acanthocyclus Lucas, seine systematische Stellung und Allgemeines über das System der Dekapoden. Monatsber. d. Akad. Wissensch. Berlin, 1862 (1861), 2e part., pp. 713-717, fig.
  - 1862 b. Ueber eine Species von Rüppellia, M. E. und die Gränzen der Brachyuren. Ibid., 1862 (1861), 2e part., pp. 1004-1009.
- Studer, Th., 1898. Zwei neue Brachyuren aus der miocaenen Molasse. Abh. schweiz. paläontolog. Gesell., 25, pp. 1-9, pl. 1.
- Tyndale-Biscoe, M. et R. W. George, 1962. The Oxystomata and Gymnopleura (Crustacca, Brachyura) of Western Australian with descriptions of two new species from Western Australia and one from India. J. Roy. Soc. West. Austr., 45, part 3, pp. 65-96, fig. 1-9.
- Williams, A. B., 1965. Marine Decapod Crustaceans of the Carolinas. Fish. Bull. U.S. Fish and Wildlife Service, 65, 1, pp. 1-x1, 1-298, fig. 1-252.